



Evaluación de firmas fenotípicas urbanas en poblaciones de *Littoraria angulifera* (Mollusca: Littorinidae) de la costa Caribe de Colombia

Javier Andres Venegas Ojeda

Trabajo de grado presentado para optar al título de Ecológo de Zonas Costeras

Asesor

José Marín Riascos Vallejos, Doctor (PhD) en Ciencias Naturales

Coasesor

Levy Donovan Obonaga Gómez, Biólogo

Universidad de Antioquia
Corporación Académica Ambiental
Ecología de Zonas Costeras
Turbo, Antioquia, Colombia
2024

Cita

(Venegas Ojeda 2024)

Referencia

Estilo APA 7 (2020)

Venegas Ojeda, J.A. (2024). *Evaluación de firmas fenotípicas urbanas en poblaciones de Littoraria angulifera (Mollusca: Littorinidae) de la costa Caribe de Colombia* [Trabajo de grado profesional]. Universidad de Antioquia, Turbo, Colombia.



Biblioteca Sede Ciencias del Mar (Turbo)

Repositorio Institucional: <http://bibliotecadigital.udea.edu.co>

Universidad de Antioquia - www.udea.edu.co

El contenido de esta obra corresponde al derecho de expresión de los autores y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad de Antioquia ni desata su responsabilidad frente a terceros. Los autores asumen la responsabilidad por los derechos de autor y conexos.

Dedicatoria

Dedicado a Dios y su inmenso amor. Dedicado también a la familia, piedra angular de la humanidad y lugar donde se alimentan los sueños. A mi abuela Ivonne, a mi madre Janeth y a mi padre Luis que en paz descanse. A Urabá (Tierra Prometida en lengua Katia), la casa del sol, por acogerme como mi segundo hogar y permitirme conocer un territorio mágico y exuberante, con personas increíbles y lugares fascinantes. A la Universidad de Antioquia y al Campus Ciencias del Mar - Turbo, Alma Mater que me brindó la oportunidad de crecer como persona a través de una formación académica integral y apasionada. Y en especial, dedicado a cada uno de esos infantes que empiezan a caminar, a los adolescentes que empiezan a soñar, a los jóvenes y adultos que luchan a diario, no desfallezcan, constancia y paciencia en días de gestas.

Agradecimientos

A Dios primero que todo por permitirme alcanzar esta meta. También a la familia que me acompañó en este proceso y que con su amor me llena de fuerzas para día. A mi madre que me creyó en mí, a mi padre por el amor al mar. A las amigas y amigos que hice en el camino y esa segunda familia que me acogió, el Campus Ciencias del Mar – Turbo. A mi mentor y asesor, a quien admiro y respeto, el Dr. José M. Riascos, gracias por todo el apoyo durante mi formación profesional y por todas las enseñanzas compartidas. A mi co-asesor, Biol. Levy Obonaga, a cada profesor/a, al personal administrativo, de aseo, directivos, de Bienestar, de deportes, de laboratorios, de logística, de cafetería, de seguridad, auxiliares, al Semillero en Gestión Ambiental Marino-Costera (SEGAMAC), a los grupos de investigación (GISMAC, GEOLIMNA y GAIA), a la Red de Semilleros de Investigación de la Universidad de Antioquia (RedSIN), a la Red Colombiana de Semilleros de Investigación del Océano (SIOcéanos), y todos aquellos que no nombre, ¡Gracias!.

Tabla de contenido

Resumen.....	11
Abstract	12
1. INTRODUCCIÓN.....	13
1.1 Hipótesis nulas (estadísticas).....	16
2 OBJETIVOS.....	17
2.1 Objetivo general	17
2.2 Objetivos específicos	17
3 ÁREA DE ESTUDIO.....	17
4 MÉTODOS.....	19
4.1 Muestreos.....	19
4.2 Procesamiento de muestras.....	19
4.3 Análisis de datos.....	21
5 RESULTADOS	22
5.1 Estructura de tallas.....	22
5.2 Talla de madurez sexual	26
5.3 Estructura de la rádula	30
6 DISCUSIÓN.....	32
7 CONCLUSIONES.....	37
8 RECOMENDACIONES	37
9 REFERENCIAS	38

Lista de tablas

Tabla 1. Comparación de la abundancia relativa (Abu), la talla modal (Moda) y la talla máxima (Máxima) de *Littoraria angulifera* entre hábitats UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad se muestran en negritas. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA= Golfo de Urabá, EE = error estándar, Abu = abundancia relativa y U sig = significancia de la prueba U.....24

Tabla 2. Comparación valores del modelo logístico para la talla de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Por medio del modelo logístico fue posible definir los parámetros b, A1 y A2, y con ellos, determinar la talla media de madurez sexual (CL50) y, los límites inferiores y superiores dentro de un intervalo de confianza del 95% (CL95). AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA = Golfo de Urabá, PM = parámetros, ETM = estimación, Var = varianza explicada y EE = error estándar.....26

Lista de figuras

- Figura 1.** Mapa de las localidades UB (Urbano) y NU (No Urbano) seleccionadas en cada sitio de estudio en A = AMB, B = BCA y C-D = BCA, Caribe colombiano. Los perímetros señalados representan el área de jurisdicción de los centros urbanos (naranja) y las áreas no urbanas (azules), mientras que los puntos representan con mayor exactitud la zona muestreada. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.....18
- Figura 2.** Morfología de la concha de *Littoraria angulifera*, con indicación del eje antero- posterior entre el ápice y el labio; medida estándar usada para cuantificar la talla corporal (Altura).....19
- Figura 3.** Imagen *Littoraria angulifera* sin concha (a), tejido gonadal en naranja (b), y comparación entre óvulos maduros (Om) e inmaduros (Oi) a 40x (c). El uso de $MgCl_2$ permite que el espécimen evite cerrarse y comprimir todos los órganos hacia la parte superior de la concha donde almacena el tejido gonadal y los gametos (G). Se puede observar claramente la presencia del pene (P), lo que ayudaba a definir el sexo del individuo.....20
- Figura 4.** Comparación histograma frecuencias de tallas de *Littoraria angulifera* en hábitats urbanos (UB) y no urbanos (NU) en tres localidades del Caribe colombiano. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá. El número de individuos colectados se expresa como N total = 1352 individuos.....22
- Figura 5.** Diagrama de cajas y bigotes para la comparación de la talla modal y talla máxima de *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que tienen las mismas letras no presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.....23

Figura 6. Diagrama de cajas y bigotes para la comparación de la abundancia relativa (número de individuos entre tiempo de muestreo por el número de observadores) de *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que tienen letras distintas presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.....25

Figura 7a. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de AMB (Área Metropolitana de Barranquilla). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.....27

Figura 7b. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de BCA (Bahía de Cartagena). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez Sexual), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.....28

Figura 7c. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de GUA (Golfo de Urabá). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez sexual), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.....29

Figura 8. Comparación de la forma de la cúspide para los dientes laterales de la rádula de *Littoraria angulifera* entre UB y NU en tres localidades del Caribe colombiano (a y b). Para UB (a) se observan cúspides elongadas o deltoideas, mientras que NU (b) presenta una forma subigual u

ovoide. En (c) se muestra la forma del diente central. Las imágenes de la izquierda son originales (40x), y a la derecha se presentan los diagramas de a, b y c. UB = Urbano y NU = No urbano.....30

Figura 9. Comparación de forma de los dientes laterales y marginales de la rádula para *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Los resultados muestran los valores p de Chi cuadrado tomados por la variable forma (elongada o subigual). AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA = Golfo de Urabá, E = Elongado y S = Subigual.....31

Figura 10. Diagrama de cajas y bigotes del tamaño promedio del diente central de la rádula entre poblaciones urbanas y no urbanas de *Littoraria angulifera* para tres localidades del Caribe colombiano. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.....32

Figura 11. Partículas de pintura aisladas en la probóscide y heces de *Littoraria angulifera* en el puente del Barrio Pescador, Turbo, Antioquia. La imagen sugiere que mediante la estrategia de forrajeo de microalgas, la rádula desprende partículas de la superficie de estructuras urbanas que son ingeridas y podrían tener efectos fisiológicos..... 36

Siglas, acrónimos y abreviaturas

Abu	Abundancia Relativa
AMB	Área Metropolitana de Barranquilla
BCA	Bahía de Cartagena
Biol.	Biólogo
CL50	Talla Media de Madurez Sexual
CL95	Intervalo de Confianza del 95%
Dr. rer. nat.	Doctor en Ciencias Naturales
EE	Error Estándar
ETM	Estimación
Fig.	Figura
GUA	Golfo de Urabá
ha	Hectáreas
KHO	Hidróxido de Potasio
MgCl₂	Cloruro de Magnesio
m.s.n.m	Metros Sobre el Nivel del Mar
mm	Milímetros
NU	Hábitats No Urbanos
Om	Óvulos Maduros
Oi	Óvulos Maduros
PM	Parámetros
RedSIN	Red de Semilleros de Investigación
SEGAMAC	Semillero de Investigación en Gestión Marino-Costera
UB	Hábitats Urbanos
U sig.	Significancia Prueba U
Var	Varianza Explicada
µM	Micras

Resumen

En los manglares urbanos, algunas especies históricamente asociadas con los árboles de mangle muestran amplias tolerancias o diferentes mecanismos de adaptación, alterando temporalmente (plasticidad fenotípica) o permanentemente (microevolución) sus características fisiológicas, morfológicas y etológicas. *Littoraria angulifera* (Lamarck 1822) habita comúnmente en las raíces aéreas de los árboles de *Rhizophora mangle* o en sustratos de madera, pero en entornos urbanos cambia hacia estructuras hechas por humanos. Como objetivo, nos propusimos determinar si la fuerza de selección impuesta por la urbanización sobre las poblaciones de *L. angulifera* promueve la proliferación de un "fenotipo urbano". Fueron muestreadas poblaciones de esta especie en el Caribe colombiano en tres localidades urbanas y tres no urbanas a través de 5 transectos de 50 m para cada localidad. Se modelaron y compararon la talla media de madurez sexual en cada condición y localidad mediante regresión logística. Se evaluaron cambios en la estructura de tallas (talla máxima, talla moda y abundancia relativa). También se evaluaron los cambios en la forma de las cúspides de los dientes laterales y el tamaño de los dientes centrales entre cada condición y localidad. Los resultados evidenciaron diferencias significativas en todas las variables (excepto la talla máxima y tamaño de los dientes) por lo que estas características podrían representar marcas fenotípicas diferenciales del efecto de la urbanización de sus hábitats. Finalmente, es posible que esta especie sea capaz de expresar a nivel genotípico las perturbaciones crónicas realizadas en los ecosistemas de manglar.

Palabras clave: manglares, urbanización, fenotipo, deforestación, adaptación

Abstract

The global urban expansion generates strong modifications of all the biotic and abiotic factors defining ecosystem function and structure. In urban mangroves, some species historically associated with mangrove trees exhibit wide tolerances or different adaptation mechanisms, thus temporarily (phenotypic plasticity) or permanently (microevolution) altering their physiological, morphological and ethological characteristics. *Littoraria angulifera* (Lamarck 1822) commonly inhabits in prop roots of *Rhizophora mangle* trees or wooden substrates, but in urban settings it shifts for human-made structures. Here we aimed to assess whether the force of selection imposed by urbanization on populations of *L. angulifera* promotes the proliferation of an "urban phenotype". Populations of this species were sampled in the Colombian Caribbean in three urban and three non-urban locations through 5 transects of 50 m for each location. The mean size of sexual maturity in each condition and location was modeled and compared using logistic regression. Changes in size structure (maximum size, modal size, and relative abundance) were evaluated. Additionally, changes in the shape of lateral tooth cusps and the size of central teeth between each condition and location were assessed. The results revealed significant differences in all variables (except maximum size and tooth size), suggesting that these characteristics could represent differential phenotypic markers of the urbanization effect on their habitats. Finally, this species might be capable of expressing chronic disturbances occurring in mangrove ecosystems at the genotypic level.

Keywords: mangroves, urbanization, phenotype, deforestation, adaptation

1 INTRODUCCIÓN

Los asentamientos humanos y los ecosistemas costeros han co-evolucionado a lo largo de la historia en función de las variaciones naturales preexistentes, la dinámica poblacional humana, la tecnología y los sistemas económicos (Szulkin *et al.* 2020). Los procesos ecológicos creados por el crecimiento de las ciudades y las actividades humanas asociadas, donde la vegetación, la fauna, el suelo y el sistema hidrológico son modificados o reemplazados por elementos artificiales se conocen como “urbanización” (Szulkin *et al.* 2020). Se estima que para comienzos del siglo XXI aproximadamente 634 millones de personas (10% de la población mundial) se encontraba en 2.700.000 km² (un 2% de la superficie de la tierra) que representan las zonas costeras “bajas” (territorios por debajo de los 10 m.s.n.m; McGranahan *et al.* 2007, Pruett & Cimino 2000). Hasta el 2020, cerca del 72% de la población total asentada en las costas se concentraba en zonas tropicales donde dominan los bosques de manglar que proveen diversos servicios ecosistémicos (Cannicci *et al.* 2021, Hooijer & Vernimmen 2021). Para el 2030 se espera que la población asentada en la costa llegue a 1,3 billones, con una expansión de las áreas urbanas de 1,2 millones de km² con especial énfasis en el trópico (Neumann *et al.* 2015, Seto *et al.* 2012).

En la costa Caribe colombiana, los procesos históricos de habitación humana han sido segmentados en 5 momentos (Aldana *et al.* 2018); el periodo prehispánico (400-1533), el periodo colonial (1534-1820), el periodo de la formación de la república (1821-1955), el periodo de la decadencia urbana y ambiental (1956-1989) y el periodo de globalización (1990-actualidad). Las presiones ambientales ejercidas en estos periodos fueron cambiando de la mano a los modelos sociales y económicos predominantes en los centros urbanos más importantes como Cartagena, Santa Marta y Barranquilla. Las mayores perturbaciones sobre los ecosistemas de manglar se dieron durante los periodos comprendidos entre 1821 y 1989, donde el crecimiento económico e industrial, la construcción de infraestructura, la deforestación, el crecimiento poblacional y las migraciones masivas del campo a las ciudades fueron las principales causas de transformación (Serna *et al.* 2020, Vilarly *et al.* 2011). Posterior a la consolidación de estos centros urbanos se registran importantes estudios sobre los efectos de la urbanización para el Caribe colombiano en regiones con dinámicas poblacionales más recientes, como el Golfo de Urabá, para el cual se

registran tasas de crecimiento del área urbana en zonas de manglar de hasta 1.13 ha/año (Suárez *et al.* 2015).

Durante el proceso de urbanización en las zonas de manglar, los hábitats son fragmentados en núcleos urbanos y forman un mosaico de parches intercalados en gradientes ambientales complejos. De hecho, la urbanización es uno de los principales impulsores de la pérdida de cobertura del manglar en todo el mundo (Lin *et al.* 2022, Szulkin *et al.* 2020). La fragmentación disminuye la conexión hidrológica entre parches y la capacidad para regular la temperatura ambiental en los microhábitats (Vilardy *et al.* 2011). Los cambios en el nicho térmico de las especies afectan la mayoría de los procesos biológicos a nivel fisiológico, bioquímico y/o conductual, por lo que existen patrones universales de distribución relacionados con la temperatura entre los taxones y se establecen límites para la supervivencia de cada especie (Hochachka & Somero 2002). Para Blanco-Libreros & Ramírez-Ruiz (2021), la disminución del área de los parches de manglar y su aislamiento favorecen dinámicas eco-evolutivas mediadas por la alteración del microclima.

Respecto a la fauna asociada a manglares urbanizados, Branoff (2017) clasifica las especies como misantrópicas y sinantrópicas. Las primeras, debido a su baja tolerancia a las perturbaciones suelen ser excluidas del ensamble de la comunidad, afectando las interacciones en este ecosistema, (Cannicci *et al.* 2021). Las segundas, son capaces de sobrevivir y proliferar, y son altamente tolerantes a las múltiples perturbaciones humanas. Estas especies son capaces de alterar de manera temporal (plasticidad fenotípica) o permanente (microevolución) sus características, lo que les permite tomar ventaja de los recursos disponibles (McDonnell & Hahs 2015). Estas tendencias sinantrópicas se han registrado en la malacofauna asociada al manglar, donde unas pocas especies son capaces de proliferar en sitios altamente perturbados, provocando la disminución en la diversidad y riqueza de especies (Ramos *et al.* 2021). Ese proceso de adaptación requiere un período de aclimatación, donde se generan cambios fisiológicos, morfológicos y etológicos, que con frecuencia resultan en un paralelismo fenotípico y/o genético entre centros urbanos (Szulkin *et al.* 2020).

Dentro de las especies del Caribe colombiano se encuentra *Littoraria angulifera* Lamarck, 1822), un gasterópodo de la familia Littorinidae cuyo hábitat natural son las raíces de los manglares o en sustratos de madera dentro la franja eulitoral (por encima de la marea alta) expuestos a periodos prolongados de desecación (Reid & Mak 1999). Ante la expansión urbana *L. angulifera* ocupa hábitats alternativos, presentando posibles variaciones morfológicas (Melo *et al.* 2012, Merkt & Ellison 1998, Ramos *et al.* 2021).

Dentro de las posibles variaciones fenotípicas para *L. angulifera* entre hábitats urbanos (UB) y no urbanos (NU) resaltan, la reducción del tamaño corporal, presumiblemente como respuesta al aumento de la temperatura y dimorfismo en las rádulas debido a factores ambientales como cambios en la naturaleza del sustrato y cambios en la oferta alimenticia en los nuevos hábitats (Andrade & Solferini 2006, Boehs & Freitas 2021, Ramos *et al.* 2021, Reid & Mak 1999).

Para Colombia, Ramos *et al.* (2021) registraron en el Golfo de Urabá, especímenes en hábitats antropogénicos con abundancias relativas más altas y tallas corporales menores (1-15 mm) a las observadas en hábitats naturales (c.a. 11- 29 mm). Teniendo en cuenta que la especie alcanza la madurez sexual aproximadamente a los 10 mm (Gutierrez 1988), los autores plantearon que las poblaciones de hábitats antropogénicos estarían conformadas principalmente por reclutas y juveniles o alternativamente podrían estar alcanzado la madurez sexual a un tamaño menor, como señal fenotípica del aumento en la temperatura en UB (Ramos *et al.* 2021).

La fuerza de selección impuesta por la urbanización sobre poblaciones de *L. angulifera* podría promover la proliferación de un “fenotipo urbano” (Szulkin *et al.* 2020, Ramos *et al.* 2021). Por lo anterior, se espera determinar si: 1) la estructura de tallas (altura de la concha) y la talla media de madurez sexual, y 2) la forma y el tamaño de las cúspides de la rádula, son características fenotípicas diferenciales del efecto de la urbanización de sus hábitats.

1.1 Hipótesis nulas (estadísticas)

- i. H0: No existen diferencias en la estructura de tallas (talla modal y talla máxima) y abundancia relativa entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.
Ha: Existen diferencias en la estructura de tallas (talla modal y talla máxima) y abundancia relativa entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

- ii. H0: No existen diferencias significativas en la talla media de madurez sexual entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.
Ha: Existen diferencias significativas en la talla media de madurez sexual entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

- iii. H0: No existen diferencias fenotípicas en la forma (elongada o subigual) de los dientes laterales y el tamaño del diente central de la rádula entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.
Ha: Existen diferencias fenotípicas en la forma (elongada o subigual) de los dientes laterales y el tamaño del diente central de la rádula entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Determinar si la fuerza de selección impuesta por la urbanización sobre poblaciones de *L. angulifera* promueve la proliferación de un “fenotipo urbano”.

2.2 Objetivos específicos

Comparar la estructura de tallas (talla modal y talla máxima) y abundancia relativa entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

Establecer las diferencias en las tallas media de madurez sexual entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

Evaluar las características morfométricas de la rádula en la forma (elongada o subigual) de los dientes laterales y el tamaño del diente central entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera*.

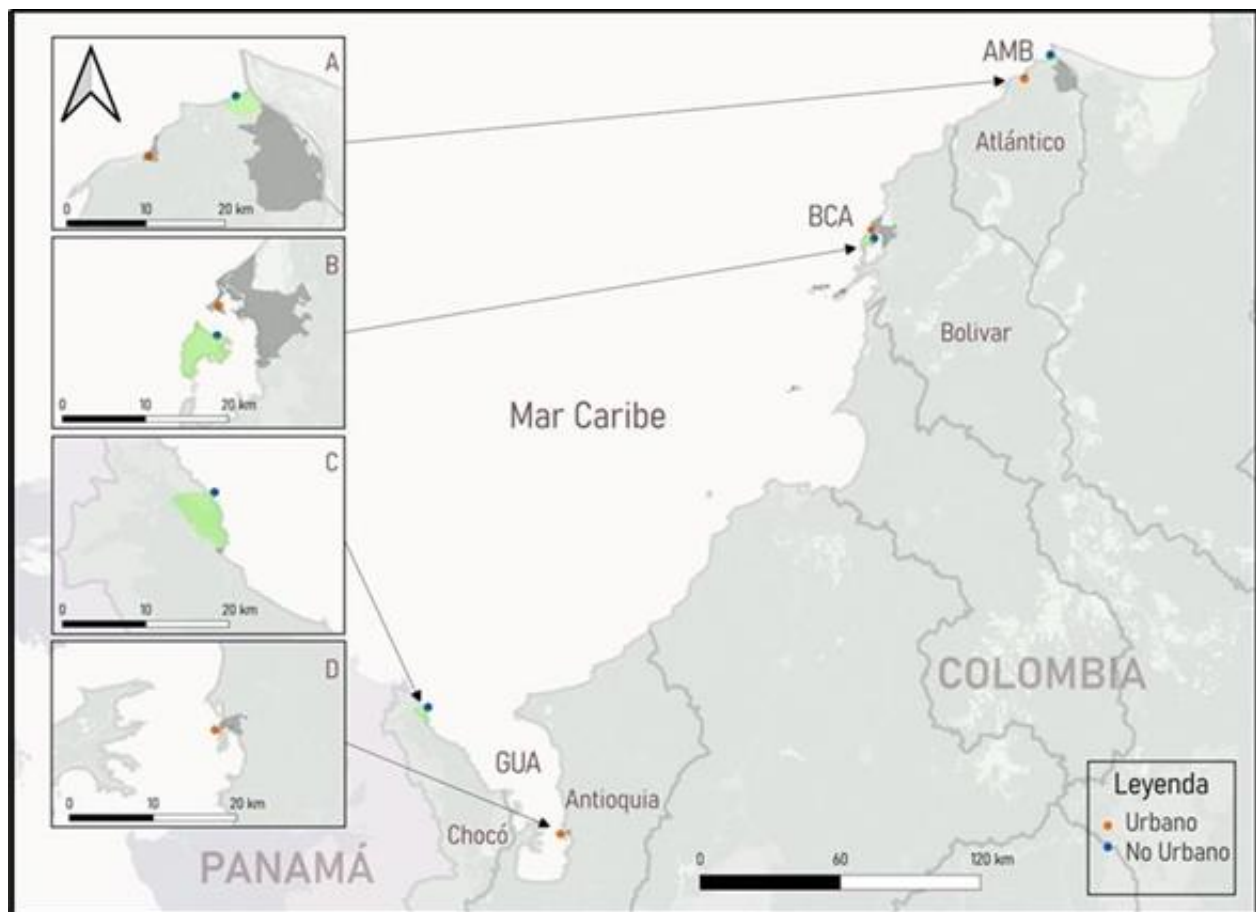
3 ÁREA DE ESTUDIO

Para el área de estudio se seleccionaron tres localidades del Caribe colombiano con presencia de manglares adyacentes a centros urbanos y en contraste, zonas no urbanizadas con presencia de manglar. De norte a sur las localidades fueron: Área metropolitana de Barranquilla - AMB (Atlántico), Bahía de Cartagena - BCA (Bolívar) y Golfo de Urabá - GUA (Antioquia/Chocó).

Para AMB se escogió el municipio de Puerto Colombia como hábitat Urbano (UB) y la Ciénaga del Mallorquín como NU, en BCA, el sector residencial de Boca-Grande (UB) e Isla Tierra Bomba (NU), y finalmente para el GUA, Playa Dulce (UB) en Turbo (Antioquia) y Playa Soledad

(NU) en Acaandí (Chocó), uno de los pocos sitios del Golfo de Urabá donde persisten estas poblaciones en parches de Manglar.

Figura 1. Mapa de las localidades UB (Urbano) y NU (No Urbano) seleccionadas en cada sitio de estudio en A = AMB, B = BCA y C-D = BCA, Caribe colombiano. Los perímetros señalados representan el área de jurisdicción de los centros urbanos (naranja) y las áreas no urbanas (azules), mientras que los puntos representan con mayor exactitud la zona muestreada. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.



El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, a través del Programa Nacional para el Uso Sostenible, Manejo y Conservación de los Ecosistemas de Manglar, realizó la zonificación y planes de ordenamiento ambiental de los ecosistemas de manglares (285.049 Ha), registrando para el Caribe Colombiano 90.160 ha. Autores como Blanco & Estrada (2015), Ramos *et al.* (2021), Serna *et al.* (2020) y Villate *et al.* (2020), coinciden en que la presión antrópica generada por la

urbanización de estos biomas se encuentra fuertemente relacionado con la disminución de la cobertura y estructura del manglar, generando efectos concomitantes en la fauna y flora asociada.

4 MÉTODOS

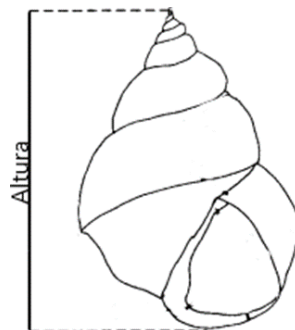
4.1 Muestreos

Se muestrearon poblaciones de esta especie en tres sitios del Caribe colombiano (AMB, BCA y GUA; Figura. 1). En cada sitio, se seleccionaron cinco sitios con bosques de manglar UB y NU, y en cada bosque dos personas colectaron especímenes de *L. angulifera* en un transecto de 50 metros durante 20 minutos. Para facilitar el posterior análisis en laboratorio de la rádula, se anestesiaron los especímenes usando una mezcla de agua de mar y $MgCl_2$ al 10% por una hora antes de preservarlos en alcohol de 95% (Zeidan *et al.* 2019).

4.2 Procesamiento de muestras

En el laboratorio de la Sede Ciencias del Mar de la Universidad de Antioquia, usando un calibrador (precisión de 0,05 mm), se midió la altura de la concha, distancia máxima entre el ápice y el labio anterior (Figura. 2), y permite definir la talla corporal en gasterópodos (Riascos & Guzman 2010).

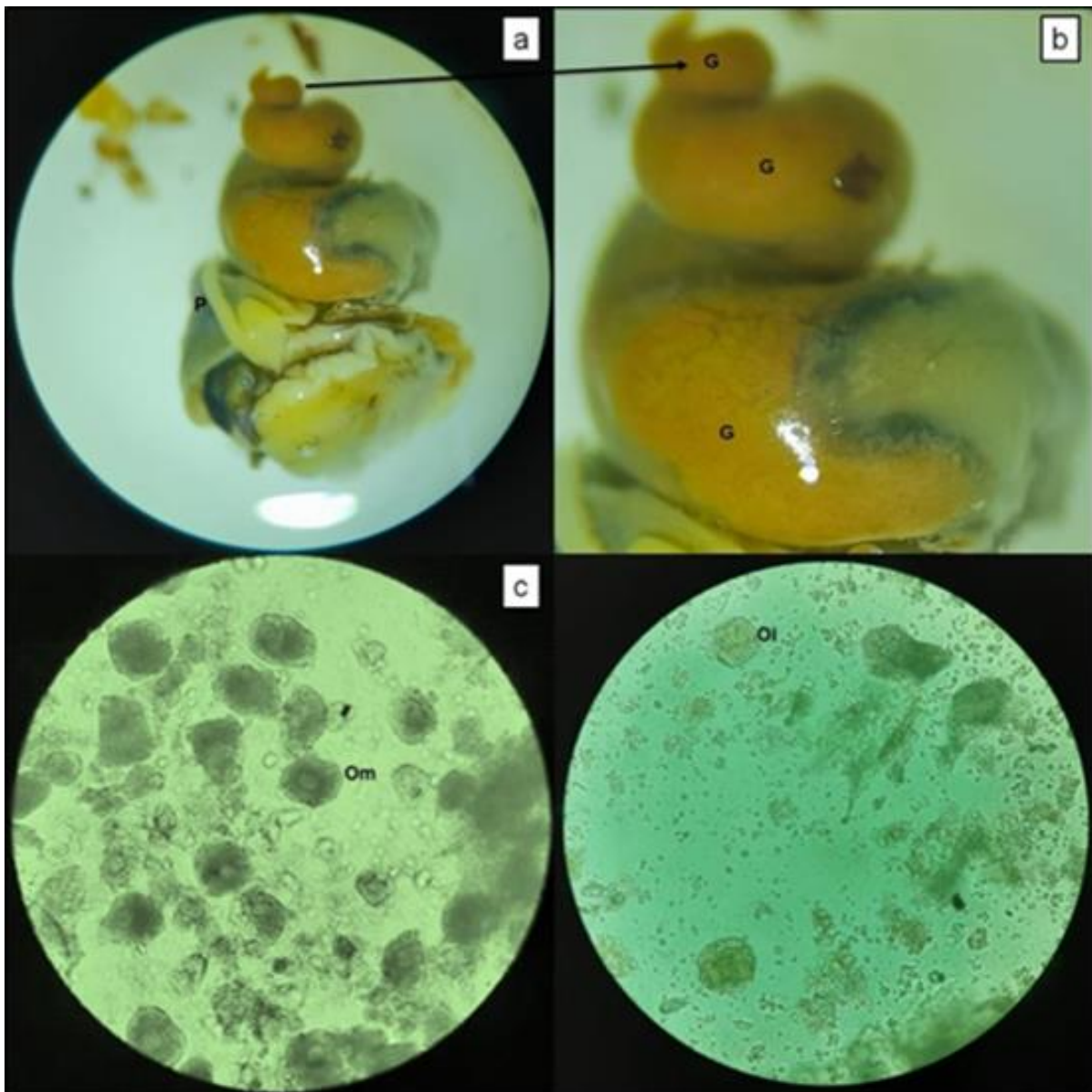
Figura 2. Morfología de la concha de *Littoraria angulifera*, con indicación del eje antero-posterior entre el ápice y el labio; medida estándar usada para cuantificar la talla corporal (Altura).



Nota. Fuente: basado en Merkt & Ellison (1998).

Los especímenes fueron clasificados como machos, hembras maduras o hembras inmaduras (Figura. 3) a través de examinación de la anatomía externa (presencia de pene) y posteriormente para las hembras una biopsia de tejido gonadal, determinando la presencia o ausencia de gametos (óvulos).

Figura 3. Imagen *Littoraria angulifera* sin concha (a), tejido gonadal en naranja (b), y comparación entre óvulos maduros (Om) e inmaduros (Oi) a 40x (c). El uso de $MgCl_2$ permite que el espécimen evite cerrarse y comprimir todos los órganos hacia la parte superior de la concha donde almacena el tejido gonadal y los gametos (G). Se puede observar claramente la presencia del pene (P), lo que ayudaba a definir el sexo del individuo.



Para remover la rádula de los especímenes, se siguió un protocolo conocido (De los Ríos *et al.* 2019), que consistió en realizar una incisión en el área dorsal de la superficie de la cabeza de los individuos con ayuda de un estereoscopio, bisturí, pinzas y aguas finas. Posteriormente, la estructura radular fue lavada y transferida a una solución de KOH al 19% para realizar la digestión del tejido.

4.3 Análisis de datos

El análisis de las tallas más recurrentes y máximas de las poblaciones de *L. angulifera* fueron realizados a través de características que describen la estructura de talla como la talla modal, la talla máxima y la abundancia relativa, esta última, definida como el número de individuos por el esfuerzo de muestreo (20 min) y multiplicado por el número de observadores (2). Los valores fueron calculados en las tres localidades, a nivel transecto de cada hábitat.

Para evaluar cambios en la estructura de tallas entre poblaciones UB y NU (primera hipótesis) se implementó un análisis no paramétrico (Prueba U de Mann-Whitney) seleccionando como variable dependiente la estructura de tallas y la abundancia relativa de cada muestra, y la condición urbana versus no urbana como factores (o variable independiente). Para evaluar la segunda hipótesis se estimó la talla media de madurez sexual entre las poblaciones. Para esto, los datos de talla y proporción de estados de madurez sexual para cada población se ajustaron a un modelo logístico, a partir del cual se determinó la talla de madurez sexual del 50% de la población (CL50) y los intervalos de confianza del 95% (CL95) para ese parámetro. Este valor, junto a los intervalos de confianza se usaron para definir si hay diferencias significativas: cuando los intervalos se tocan, se acepta la hipótesis nula, de lo contrario se rechaza.

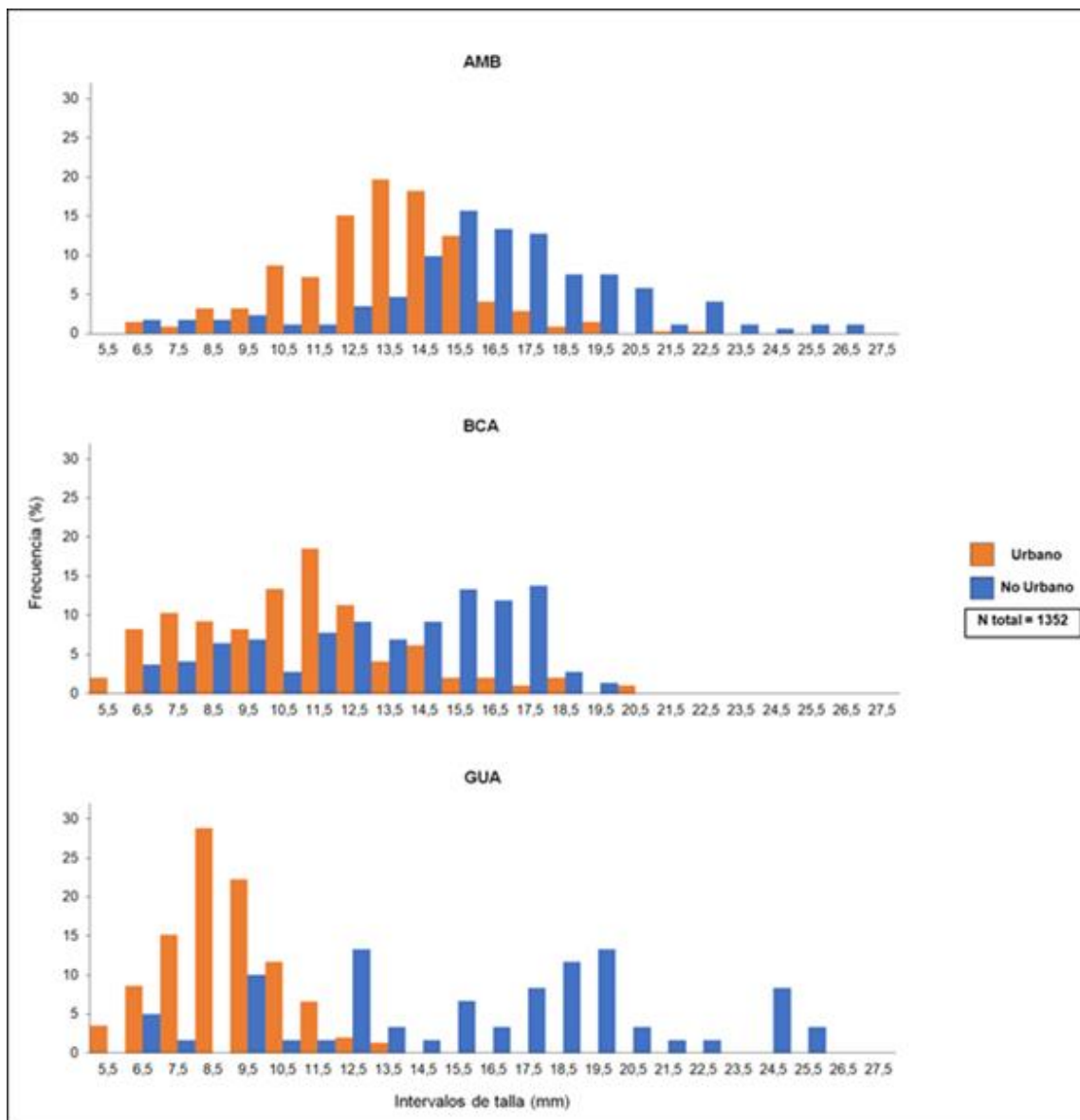
Para evaluar la tercera hipótesis se aplicó el análisis de Chi-Cuadrado a la variable respuesta “forma del diente lateral” (elongada y subigual) y para el tamaño del diente central se utilizaron pruebas paramétricas (Prueba T Student de dos colas) para AMB y BCA entre poblaciones UB y NU. Para el tamaño del diente central de la localidad GUA se utilizó una prueba no paramétrica (Prueba U de Mann-Whitney). Las pruebas de normalidad, Chi – Cuadrado y T Student de dos colas fueron realizadas en el programa RStudio 3,30. Los análisis para la Prueba U de Mann-Whitney

fueron realizados en el programa SPSS versión 26 mientras que los de madurez sexual se analizaron en el programa Statistica versión 11.

5 RESULTADOS

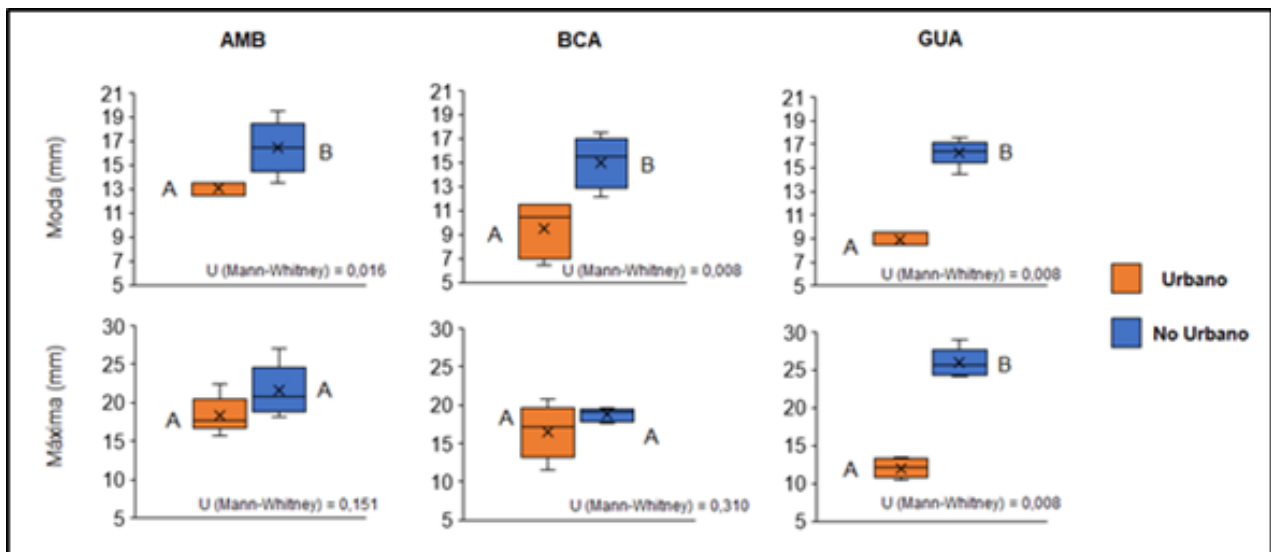
5.1 Estructura de tallas

Figura 4. Comparación histograma frecuencias de tallas de *Littoraria angulifera* en hábitats urbanos (UB) y no urbanos (NU) en tres localidades del Caribe colombiano. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá. El número de individuos colectados se expresa como N total = 1352 individuos.



La comparación de la estructura de tallas de poblaciones urbanas y no urbanas en tres sistemas costeros del Caribe colombiano (Figura. 4) muestra un patrón consistente: siendo sistemas distintos, en cada uno de ellos las poblaciones que habitan ambientes UB muestran las mayores frecuencias en tallas inferiores, comparadas con las poblaciones que habitan en NU.

Figura 5. Diagrama de cajas y bigotes para la comparación de la talla modal y talla máxima de *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que tienen las mismas letras no presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.



Respecto a la talla modal, se puede observar (Figura. 5) que el promedio de los valores para UB fueron siempre menores a NU en las tres localidades. También se pudo observar que las tallas en NU de las tres localidades fueron mayores a 15 mm, lo que podría explicar el comportamiento del histograma de tallas (Figura. 4), donde la condición NU presento los valores más altos en las frecuencias 15,5-19,5 mm.

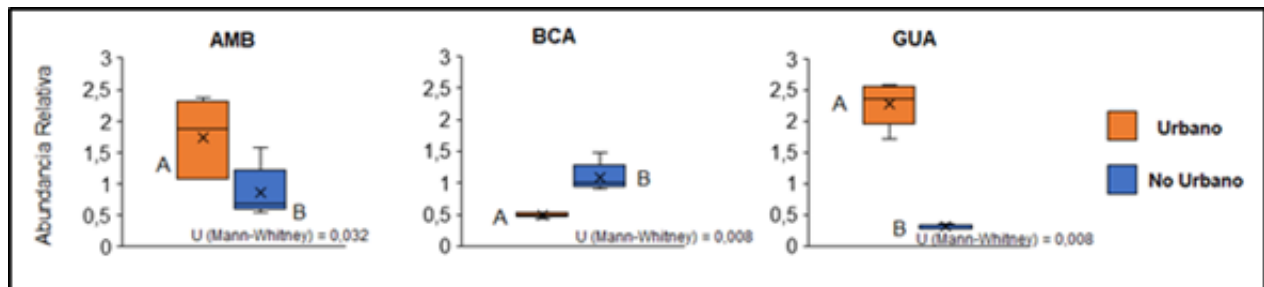
Tabla 1. Comparación de la abundancia relativa (Abu), la talla modal (Moda) y la talla máxima (Máxima) de *Littoraria angulifera* entre hábitats UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad se muestran en negritas. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA = Golfo de Urabá, EE = error estándar, Abu = abundancia relativa y U sig = significancia de la prueba U.

Localidad	Condición	Abu	EE	U sig.	Moda (mm)	EE	U sig.	Máxima (mm)	EE	U sig.
AMB	UB	1,730	0,280	0,032	13,100	0,245	0,016	18,352	1,115	0,151
	NU	0,860	0,185		16,500	1,000		21,542	1,511	
BCA	UB	0,495	0,018	0,008	9,500	1,049	0,008	16,568	1,584	0,310
	NU	1,090	0,101		15,033	0,975		18,756	0,414	
GUA	UB	2,280	0,155	0,008	8,900	0,245	0,008	12,022	0,564	0,008
	NU	0,310	0,015		16,300	0,502		25,910	0,868	

AMB presentó los valores promedios más altos para ambas condiciones y la menor diferencia significativa (Tabla 1). Por otra parte, las tallas en la zona UB de BCA tuvieron la mayor variación comparado con las otras dos localidades ($\pm 1,0488$). Los especímenes de NU de BCA presentaron la talla modal más baja ($15,03 \pm 0,9752$ mm) en comparación con localidades como AMB ($16,5 \pm 1$ mm) y GUA ($16,3 \pm 0,5020$ mm). Por último, GUA en UB presentó el valor promedio de la talla modal más bajo de las tres localidades ($8,9 \pm 0,2449$), además reportó las mayores diferencias en los promedios de la talla modal entre condiciones (Tabla 1).

Respecto a la talla máxima, solo se hallaron diferencias significativas ($U = 0,008$) entre condiciones para GUA, con valores de $12,02 \pm 0,56$ mm para UB y $25,91 \pm 0,86$ mm para NU (Figura 5). Las tallas máximas promedio en orden decreciente para la condición NU fueron en GUA (>25 mm), AMB (>21 mm) y BCA (>18 mm). Los valores más bajos se dieron en UB de GUA (>12 mm), seguido de BCA (>16 mm) y AMB (>18 mm). A partir de los resultados se puede observar que GUA tuvo los valores los más bajos para UB ($12,02 \pm 0,05$ mm) y más altos en NU ($25,91 \pm 0,86$ mm) y, por esta razón se registran diferencias significativas en esta variable únicamente para esta localidad.

Figura 6. Diagrama de cajas y bigotes para la comparación de la abundancia relativa (número de individuos entre tiempo de muestreo por el número de observadores) de *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Las comparaciones que tienen letras distintas presentaron diferencias significativas según la prueba U Mann-Whitney en cada localidad. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá.



Al comparar las variables de la estructura de talla entre condiciones de cada localidad, se obtuvo (Figura. 5, Figura. 6 y Tabla 1) que la abundancia relativa y talla modal entre UB y NU, para las tres localidades del Caribe colombiano presentaron diferencias significativas. Las localidades con mayor diferencia en sus condiciones UB y NU, fueron BCA y GUA con una significancia en la prueba U de 0,008 para ambas. Los resultados también muestran que para la variable talla máxima, solo el GUA presentó diferencias significativas (U 0,008).

Por otro lado, las abundancias relativas promedio más altas (Tabla 1) se registraron en la condición UB de GUA ($2,28 \pm 0,1548$) y AMB ($1,73 \pm 0,2798$), teniendo este último un rango más amplio y variable intra-transectos si tenemos en cuenta el tamaño del cajón y el error estándar (Figura. 6). Los valores más bajos se reportaron en la condición NU de GUA ($0,31 \pm 0,0150$), seguido la condición UB de BCA ($0,50 \pm 0,0184$) y, por último, NU de AMB ($0,86 \pm 0,1852$).

5.2 Talla de madurez sexual

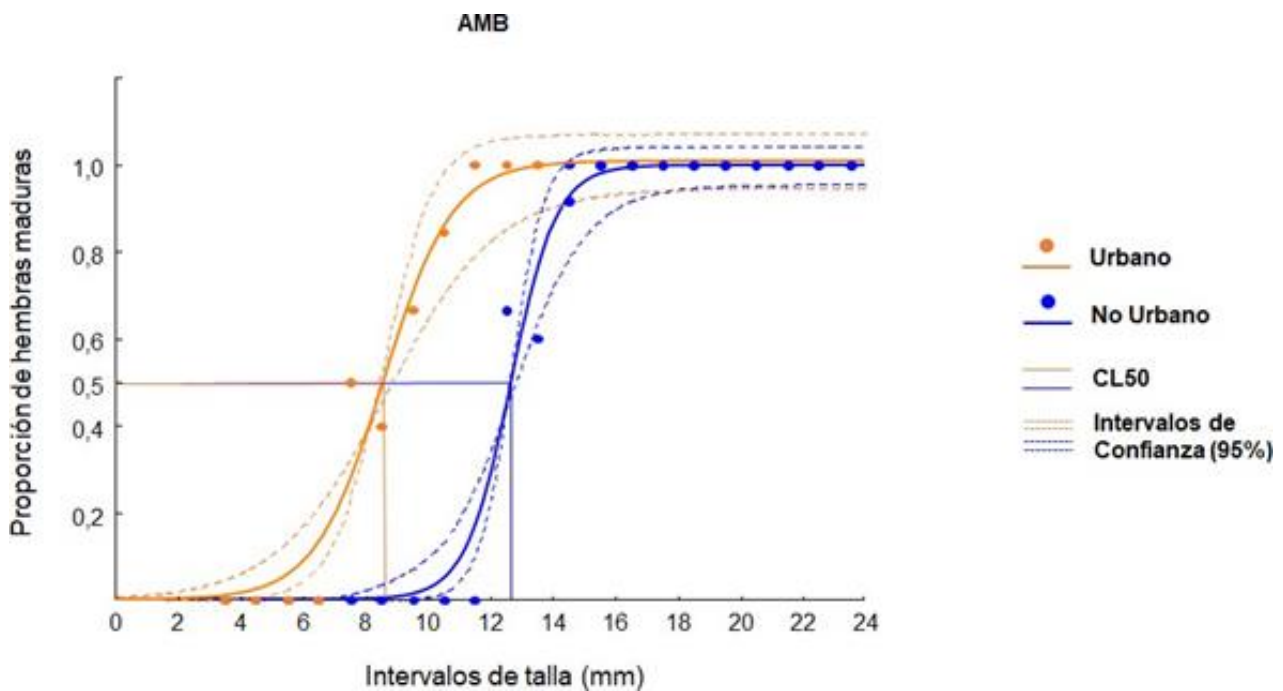
Los resultados muestran diferencias de hasta 4 unidades métricas (mm) en la talla media de madurez sexual (CL50) entre las poblaciones UB y NU de las tres localidades (Tabla 2). En términos generales, los valores de CL50 para la condición UB (Tabla 2), fueron menores a los obtenidos para NU en las tres localidades.

Tabla 2. Comparación valores del modelo logístico para la talla de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Por medio del modelo logístico fue posible definir los parámetros b, A1 y A2, y con ellos, determinar la talla media de madurez sexual (CL50) y, los límites inferiores y superiores dentro de un intervalo de confianza del 95% (CL95). AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA = Golfo de Urabá, PM = parámetros, ETM = estimación, Var = varianza explicada y EE = error estándar.

Localidad	Condición	Var	CL50 (mm)	PM	ETM	EE	Valor T	Valor P
	UB	0,971	8,585 (8,554 - 8,653)	b	1,008	0,029	35,131	<0,001
				A1	7,792	1,325	5,883	<0,001
				A2	0,908	0,156	5,804	<0,001
AMB	UN	0,980	12,658 (12,648 - 12,682)	b	0,997	0,021	47,928	<0,001
				A1	17,457	3,259	5,356	<0,001
				A2	1,379	0,258	5,340	<0,001
BCA	UB	0,999	7,806 (7,801 - 7,814)	b	1,001	0,004	267,458	<0,001
				A1	19,281	0,784	24,596	<0,001
				A2	2,470	0,101	24,359	<0,001
	NU	0,996	10,321 (10,308 - 10,341)	b	1,011	0,012	83,423	<0,001
				A1	12,044	0,914	13,171	<0,001
				A2	1,167	0,089	13,045	<0,001
GUA	UB	0,984	8,118 (8,010 - 8,343)	b	1,033	0,042	24,565	<0,001
				A1	7,476	1,072	6,977	<0,001
				A2	0,921	0,139	6,615	<0,001
	NU	1,000	10,000 (9,983 - 10,018)	b	1,000	0,000	0,000	<0,001
				A1	457,222	2,100	0,000	<0,001
				A2	45,721	0,247	0,000	<0,001

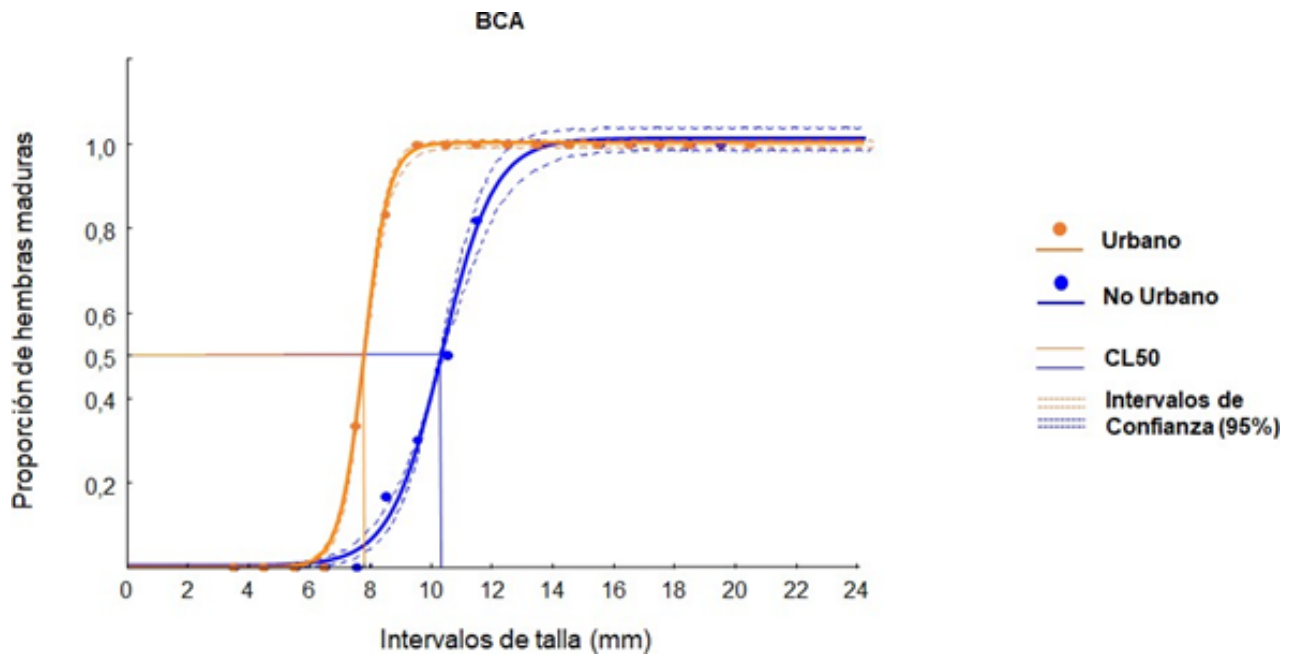
Al realizar un corte al nivel del CL50 (Figura. 7a) en la frecuencia acumulada del total de hembras y total de la población registrada en UB, se evidencia que la dominancia de estos rangos de tallas en la estructura de cohortes es baja (5,97% y 5,51% respectivamente).

Figura 7a. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de AMB (Área Metropolitana de Barranquilla). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.



Teniendo en cuenta los resultados obtenidos para la frecuencia y estructura de tallas y CL50, podemos intuir que en UB como AMB, con una talla modal de $13,10 \pm 0,22$ mm, las poblaciones de *L. angulifera* dominantes podrían estar representadas por tallas o cohortes sexualmente maduras, posiblemente adultos entre 10,5 – 15,5 mm. De manera análoga, la condición NU presentó una baja dominancia para los rangos inferiores de tallas (13,18% y 13,37%). Las cohortes dominantes estuvieron entre el rango de tallas 14,5 – 20,5 mm, con una talla modal de $16,5 \pm 1$ mm y CL50 de 12,65 mm.

Figura 7b. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de BCA (Bahía de Cartagena). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez Sexual), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.

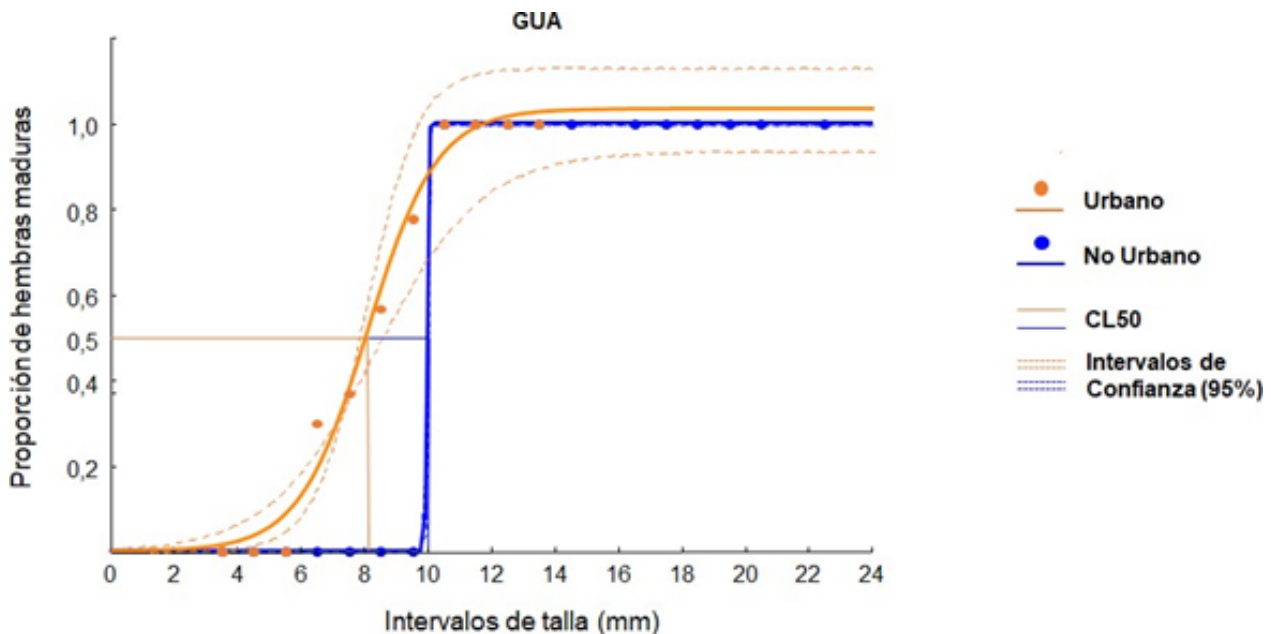


Por su parte, BCA en la condición UB presento el CL50 con el valor más bajo (7,81 mm), con una diferencia de 2,51 mm con la condición NU (10,34 mm). Al realizar un corte al nivel del CL50 en UB (Figura. 7b), se evidencia que la dominancia de estos rangos de tallas en la estructura de cohortes es media (24,69% y 20,61% respectivamente). De manera análoga, la condición NU presento una dominancia media para estos rangos de tallas (24,40% y 23,85%). Las cohortes dominantes para UB estuvieron entre 7,5 – 12,5 mm (talla modal de $9,50 \pm 1,04$ mm) y entre 11,5 – 17,5 mm para NU (talla modal de $15,03 \pm 0,97$ mm).

Por último, el CL50 de GUA para la condición UB fue de 8,11 mm y 10,01 mm para la condición UN, presentando las menores diferencias entre condiciones de las tres localidades. Al realizar un corte al nivel del CL50 (Figura. 7c) en UB, se evidencia que la dominancia de estos rangos de tallas en la estructura de cohortes es media (27,30% y 27,55% respectivamente). De

manera análoga, la condición NU presento una dominancia media para estos rangos de tallas (18,3% y 24,13%). Las cohortes dominantes para UB estuvieron entre 6,5 – 11,5 mm (Talla modal de $8,90 \pm 0,2449$ mm) y entre 15,5 – 19,5 mm para NU (talla modal de $16,30 \pm 0,5020$ mm).

Figura 7c. Comparación regresión logística entre la proporción de hembras maduras y la talla para estimar la talla media de madurez en *Littoraria angulifera* entre UB (naranja) y NU (azul) para la localidad de GUA (Golfo de Urabá). Las líneas rectas que salen de cada eje se encuentran en el CL50 (Talla media de madurez sexual), mientras que las curvas puntuadas representan los intervalos de confianza (CL95). UB = Urbano y NU = No urbano.

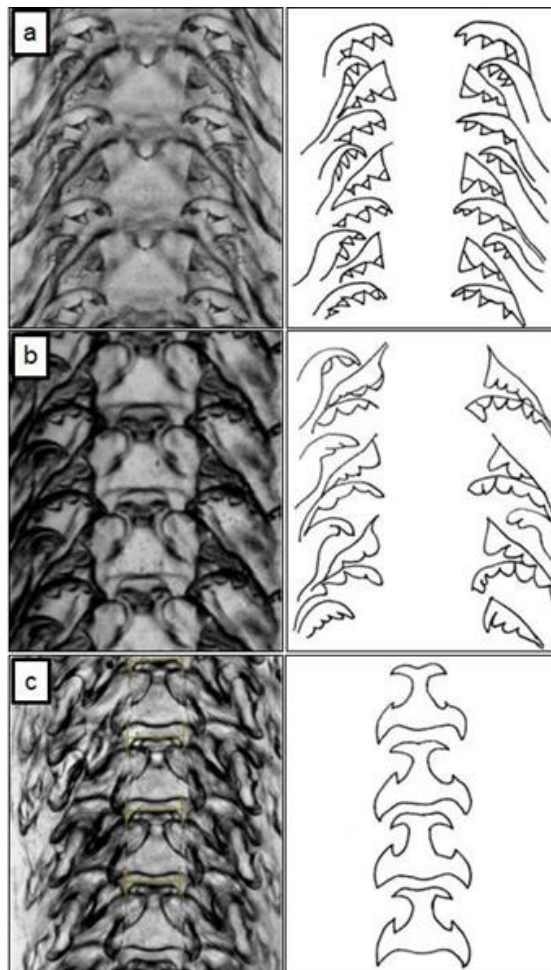


Al comparar los valores de las tres localidades se pueden identificar un paralelismo entre las CL50 de cada condición. La condición UB tomó valores por debajo de 8,6 mm en todas las localidades, en contraste, los valores de NU estuvieron por encima de 10 mm, comportamiento normal descrito por Gutiérrez (1988) para la talla media de madurez sexual en poblaciones de *L. angulifera*. UB por otra parte podría estar expresando el nivel de perturbación impuesto por las actividades antrópicas y dinámicas sociales propias de cada localidad.

En todos los casos el ajuste del modelo (R) fue superior a 0,98 y la varianza explicada por el modelo fue superior al 97%, validando de esta forma los resultados obtenidos. Las curvas del modelo logístico para los valores inferiores y superiores del CL95 revelan diferencias entre la condición UB y NU de cada localidad. Estos resultados podrían poner en evidencia una tendencia hacia una disminución de la talla en poblaciones UB de *L. angulifera* del Caribe colombiano.

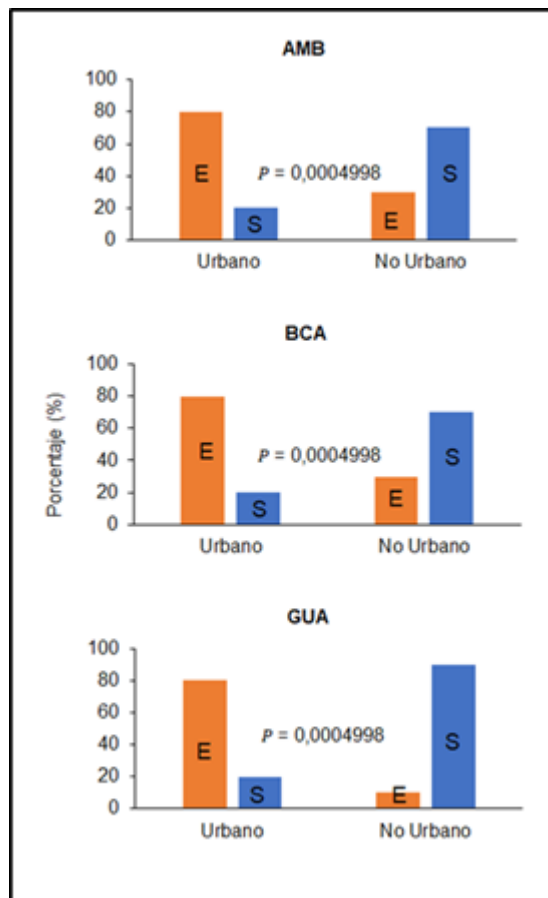
5.3 Estructura de la rádula

Figura 8. Comparación de la forma de la cúspide para los dientes laterales de la rádula de *Littoraria angulifera* entre UB y NU en tres localidades del Caribe colombiano (a y b). Para UB (a) se observan cúspides elongadas o deltoideas, mientras que NU (b) presenta una forma subigual u ovoide. En (c) se muestra la forma del diente central. Las imágenes de la izquierda son originales (40x), y a la derecha se presentan los diagramas de a, b y c. UB = Urbano y NU = No urbano.



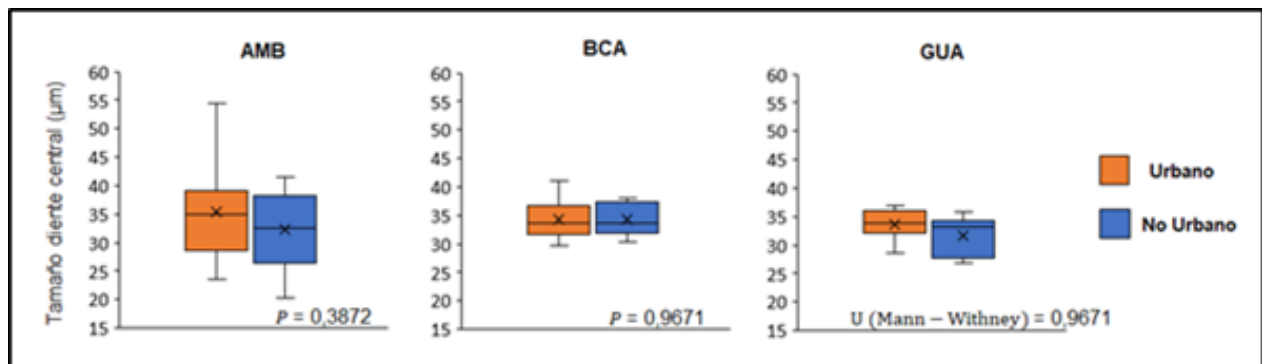
Los valores p de la prueba Chi - cuadrado obtenidos en la figura 9 ($p < 0,05$) sugieren que hay una asociación altamente significativa entre los resultados de las condiciones UB/NU, respecto a las formas elongadas y subiguales respectivamente. En otras palabras, los resultados indican que la forma de los dientes laterales de *L. angulifera* (Figura. 8) se debe al efecto de la urbanización en lugar de factores estocásticos.

Figura 9. Comparación de forma de los dientes laterales y marginales de la rádula para *Littoraria angulifera* entre UB (Urbano) y NU (No Urbano) en tres localidades del Caribe colombiano. Los resultados muestran los valores p de Chi cuadrado tomados por la variable forma (elongada o subigual). AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena, GUA = Golfo de Urabá, E = Elongado y S = Subigual.



Los resultados del tamaño promedio del diente central de la rádula (figura 10) en la localidad AMB muestran que las variaciones para la condición UB son mayores respecto a la condición NU, sin embargo, parecen no ser suficientes para diferenciarse entre sí. Para las localidades BCA y GUA, se observó que los valores promedios y las variaciones de NU se encuentran contenidas en UB, por lo que se esperaría no encontrar diferencias significativas entre estas poblaciones.

Figura 10. Diagrama de cajas y bigotes del tamaño promedio del diente central de la rádula entre poblaciones urbanas y no urbanas de *Littoraria angulifera* para tres localidades del Caribe colombiano. El promedio se señala con “x”, la caja señala los percentiles correspondientes al 85% y las barras de error los valores máximo y mínimo. AMB = Área Metropolitana de Barranquilla, BCA = Bahía de Cartagena y GUA = Golfo de Urabá



Las pruebas paramétricas (T student) para AMB ($p = 0,3872$) y BCA ($p = 0,9671$), y la prueba no paramétrica (Prueba U Mann-Whitney) para GUA ($U = 0,9671$), indican que no hay diferencias significativas entre hábitats para el tamaño promedio del diente central.

6 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos para las poblaciones de *L. angulifera* en AMB, BCA y GUA, mostraron que en tres sistemas ecológicos del Caribe colombiano están emergiendo “fenotipos urbanos” como respuesta ecológica al efecto de las transformaciones antrópicas en los bosques de manglar. Las características encontradas para este fenotipo urbano han sido también encontradas

en la literatura. La reducción del tamaño medio corporal fue observada por Costa *et al.* (2013) en el estado de Espírito Santo, Brasil, Zeidan *et al.* (2020) en el estado de Bahía, en el noreste de Brasil; Ramos *et al.* (2021) en el Golfo de Urabá, noroeste de Colombia y Boehs & Freitas (2022) en manglares en el estado de Bahía, noreste de Brasil.

Igualmente, se ha detectado dimorfismos en la estructura radular como consecuencia del efecto de la colonización de nuevos sustratos (Reid & Mak, 1999) y Andrade & Solferini (2006) en el estuario del río Escuro en Ubatuba, Brasil. Este paralelismo fenotípico encontrado en este estudio fue influenciado, posiblemente, por el nivel de perturbación antrópica, que es específico para cada localidad. Por esta razón, Szulkin *et al.* (2020) proponen que para evaluar las consecuencias evolutivas se deben tener en cuenta factores como el tiempo de fundación de la ciudad, la fuerza de selección ejercida por la urbanización y el desfase temporal entre la presión de selección y la adaptación.

Las poblaciones urbanas de *L. angulifera* parecen responder al impacto antrópico a través de la colonización de sustratos artificiales (muelles, muros de contención y menos común, enrocados calcáreos). La colonización de estos espacios desprovistos de vegetación y por tanto de sombra, parece favorecer la dominancia de tallas pequeñas (<10 mm) y la maduración sexual en tallas más pequeñas. La abundancia poblacional, por el contrario, no mostraron resultados consistentes para todos los sistemas.

En ambientes urbanos, se ha evidenciado que la deforestación y transformación del manglar para el establecimiento de infraestructuras humanas fragmenta y limita los hábitats naturales disponibles convirtiéndolos en parches intercalados en gradientes ambientales complejos. La colonización de nuevos sustratos de esta especie, parece ser un cambio adaptativo, descrito por numerosos estudios que resaltan la plasticidad fenotípica para adaptarse y tomar ventaja de los recursos disponibles en ambientes perturbados (Andrade & Solferini 2006, Costa *et al.* 2013, McDonnell & Hahs 2015, Ramos *et al.* 2021, Reid & Mak 1999, Reid *et al.* 2010, Zeidan *et al.* 2020).

Otra evidencia de esta plasticidad fenotípica es el dimorfismo en la estructura radular entre poblaciones urbanas y no urbanas, hallado consistentemente en todas las localidades. En ambientes naturales, los dientes laterales de la rádula presentan cúspides suavemente redondeadas y un diente central con una capucha raquídea que aumenta su tamaño y protege del sustrato (Reid & Mak 1999). Para UB el efecto mecánico de alimentarse en sustratos con condiciones de dureza y rugosidad distinto parece promover el alargamiento (forma elongada) de los dientes laterales.

Dentro de los resultados obtenidos, en la mayoría de las localidades se observaron valores atípicos, donde individuos presentaron formas que parecen contradecir la condición anterior. Estos valores parecen proceder de un fenómeno de deriva larval que Gaines *et al.* (1974) identificó en un complejo de 20 islas al este de Naples, en la bahía de Gullivan, Florida (USA). *L. angulifera* en su estado larval (Velliger) es planctívora, se desconoce el tiempo real de vida de la larva y las distancias que pueden recorrer, pero son capaces de transportarse en las corrientes y colonizar nuevos sustratos (Gaines *et al.* 1974).

Como consecuencia de esta deriva, es plausible pensar que el pool genético de los datos atípicos provenga de poblaciones diferentes. De ser así, esta podría ser evidencia que los efectos a nivel fenotípico de la urbanización pasarían de ser procesos adaptativos temporales (plasticidad fenotípica) a un proceso de microevolución (McDonnell & Hahs 2015). Esta capacidad de diferenciación a nivel genotípico también fue resaltada por Gaines *et al.* (1974), quienes identificaron diferencias entre poblaciones de islas separadas por más de 300 metros y donde proponen que la deriva genética y/o la fuerza de selección ligadas a los factores ambientales podrían ser la razón.

De forma similar, se observó en las poblaciones de GUA de este fenotipo urbano (diferencias en abundancia, forma de dientes, la talla modal, talla media de madurez sexual), coincidiendo con los hallazgos de Ramos *et al.* (2021), quienes señalaron la posible presencia de una firma fenotípica de la urbanización en las poblaciones de *L. angulifera* del GUA. Esta localidad presentó la dinámica poblacional más reciente y acelerada. Por ejemplo, estudios muestran que las tasas de deforestación para la cabecera municipal de Turbo entre 1938-2009 fueron cercanas al 2% anual, una de las más altas del mundo (Estrada 2013), y la dinámica poblacional de este territorio

obedeció a la lógica del capitalismo y de desarrollo del siglo XX (Simonds 2016), donde el desplazamiento forzoso, la invasión ilegal, la violencia, la concentración de la tierra y la actividad agropecuaria han sido los motores de la transformación del territorio (Reyes 2012).

Para GUA, las poblaciones UB de *L. angulifera* parecen haberse adaptado a las condiciones de urbanización interpuestas hallándose las abundancias relativas más altas de las localidades y condiciones estudiadas. Nuestros resultados sugieren que las transformaciones antrópicas en la dinámica de los ecosistemas tienen efectos concomitantes en especies como *L. angulifera*, cuyo hábitat natural han sido modificado por la urbanización (Reid *et al.* 2010). El tiempo relativamente corto en el que se han dado estos cambios pone en evidencia la magnitud de la fuerza impuesta, capaz de diferenciar fenotípicamente dos poblaciones aledañas.

Actualmente se presentan cambios a nivel de dominancia de especies de manglar, como es el caso de *Rizophora mangle*, reemplazado de las zonas cercanas de los cascos urbanos por *Laguncularia racemosa* (Blanco & Estrada-Urrea 2015). Autores como Blanco *et al.* (2013), señalan que la actividad humana (Tala ilegal, potrerización, cambios en el uso del suelo, cambios en la hidrología, extracción de arenas, urbanización, contaminación, entre otros) es la principal amenaza para los ecosistemas de manglar y sus especies asociadas.

Los resultados del tamaño promedio del diente central de la rádula (figura 10) en la localidad AMB muestran que las variaciones para la condición UB son mayores respecto a la condición NU, sin embargo, parecen no ser suficientes para diferenciarse entre sí. Para las localidades BCA y GUA, se observó que los valores promedios y las variaciones de NU se encuentran contenidas en UB, por lo que se esperaría no encontrar diferencias significativas entre estas poblaciones.

Figura 11. Partículas de pintura aisladas en la probóscide y heces de *Littoraria angulifera* en el puente del Barrio Pescador, Turbo, Antioquia. La imagen sugiere que mediante la estrategia de forrajeo de microalgas, la rádula desprende partículas de la superficie de estructuras urbanas que son ingeridas y podrían tener efectos fisiológicos.



Respecto a la contaminación ejercida desde las ciudades por las actividades humanas, Branoff (2017) explica que la consolidación de los núcleos urbanos contribuye al ingreso de grandes cantidades de metales pesados, pesticidas y fertilizantes producto de aguas residuales e industriales, lo que con frecuencia provoca cambios importantes en la dinámica bioquímica del sistema. La presencia de materiales antrópicos hallados en la probóscide y heces de *L. angulifera* en nuestros resultados (Figura. 11), indica una transformación del sustrato e inclusión de elementos artificiales en su dieta de manera indirecta.

Se desconoce la ecotoxicología de esta especie, pero estudios han sugerido el uso potencial de *L. angulifera* como biomarcador del tributilo de estaño, usado como pintura de “Antifouling” en las costas de Brasil (Costa *et al.* 2013). Estos resultados sugieren una posible relación entre los hábitos alimenticios de *L. angulifera* y la calidad del sustrato, lo que podría estar generando

importantes cambios fisiológicos en esta especie. Se propone a *L. angulifera* como especie bioindicador del efecto antrópico y el nivel de urbanización de los manglares. La evaluación del impacto ambiental a través de especies indicadoras permitirá dimensionar las problemáticas en escalas ecológicas, favoreciendo la gestión y la adopción de medidas compensatorias o restauración con respuestas plausibles en el ecosistema.

7 CONCLUSIONES

Existen diferencias significativas entre poblaciones UB y NU de *L. angulifera* del Caribe colombiano, representadas en cambios fisiológicos y morfométricos como el dimorfismo en la estructura radular (forma de dientes laterales), consecuencia de la colonización de nuevos sustratos, la reducción de las tallas de madurez, posiblemente por el aumento de la temperatura y diferencias en la estructura de tallas (Talla modal y abundancia relativa). A través del paralelismo fenotípico hallado en las localidades se pone en evidencia la fuerza de selección que impone la urbanización en los ecosistemas de manglar y sus especies asociadas. En algunos casos, parece que la presión antrópica podría limitar las abundancias de las poblaciones, en otros parece favorecer y brindar nuevos hábitats de calidad, por lo que el nivel de urbanización representaría un factor moderador.

Finalmente, es posible que esta especie sea capaz de expresar no solo a nivel fenotípico los efectos de la urbanización sino también a nivel genotípico, las perturbaciones crónicas realizadas en los ecosistemas de manglar.

8 RECOMENDACIONES

Se recomienda la implementación de evaluaciones genéticas entre poblaciones UB y NU, que nos permita identificar si la plasticidad fenotípica como medida de adaptación de esta especie, representa un proceso microevolutivo. El uso de sensores de temperatura permitiría cuantificar las diferencias térmicas entre habitats UB y NU y establecer relaciones causales en la disminución de las tallas corporales y los cambios en la temperatura ambiente. También se recomienda el uso de técnicas más avanzadas de microscopía como el barrido de electrones (SEM) que permita una mejor visualización de la estructura radular. Adicionalmente, se recomienda ampliar los estudios

ecotoxicológicos de esta especie, teniendo en cuenta su capacidad de proliferar en ambientes UB. Y finalmente se recomienda la estandarización de un protocolo como herramienta de la gestión de los ecosistemas de manglar basado en especies bioindicadores que faciliten la adopción de medidas compensatorias o restauradoras.

REFERENCIAS

- Andrade, S. C., & Solferini, V. N. (2006). The influence of size on the radula of *Littoraria angulifera* (Gastropoda: Littorinidae). *Malacology*, 49(1), 1-5.
- Aldana-Domínguez, J., Montes, C., & González, J. A. (2018). Understanding the past to envision a sustainable future: A social–ecological history of the Barranquilla metropolitan area (Colombia). *Sustainability*, 10(7), 2247.
- Blanco-Libreros, J. F., Taborda-Marín, A., Amortegui-Torres, V., Arroyave-Rincón, A., Sandoval, A., Estrada, E. A., ... & Narváez, A. V. (2013). Deforestación y sedimentación en los manglares del Golfo de Urabá. Síntesis de los impactos sobre la fauna macrobéntica e íctica en el delta del río Turbo. *Gestión y Ambiente*, 16(2), 19-36.
- Blanco-Libreros, J. F., & Estrada-Urrea, E. A. (2015). Mangroves on the edge: Anthrome-dependent fragmentation influences ecological condition (Turbo, Colombia, Southern Caribbean). *Diversity*, 7(3), 206-228.
- Blanco-Libreros, J. F., & Ramírez-Ruiz, K. (2021). Threatened mangroves in the Anthropocene: Habitat fragmentation in urban coastalscapes of *Pelliciera* spp. (Tetrameristaceae) in northern South America. *Frontiers in Marine Science*, 8, 670354.
- Boehs, G., & de Freitas, L. A. (2021). Population attributes of *Littoraria angulifera* (Gastropoda: Littorinidae) in mangroves in Bahia State, northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 82.
- Branoff, B. L. (2017). Quantifying the influence of urban land use on mangrove biology and ecology: A meta-analysis. *Global ecology and biogeography*, 26(11), 1339- 1356.
- Cannicci, Stefano, Shing Yip Lee, Henrique Bravo, Jaime Ricardo Cantera-Kintz, Farid Dahdouh-Guebas, Sara Fratini, Marco Fusi *et al.* "A functional analysis reveals extremely low redundancy in global mangrove invertebrate fauna." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, no. 32 (2021): e2016913118.
- Costa, M. B., Zamprogno, G. C., Pedruzzi, F. C., Dalbem, G. B., & Tognella, M. M. P. (2013). Assessing the continuous impact of Tributyltin from Antifouling Paints in a Brazilian mangrove area using Intersex in *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822) as Biomarker. *International Journal of Oceanography*, 2013.

- De los Ríos, P., Kanagu, L., Lathasumathi, C., & Stella, C. (2019). Radular morphology by using SEM in *Pugilina cochlidium* (Gastropoda: Melongenidae) populations, from Thondi coast-Palk Bay in Tamil Nadu-South East coast of India. *Brazilian Journal of Biology*, 80, 783-789.
- Estrada E.A. (2013). Pérdida y fragmentación de los manglares, asociado a factores antrópicos y naturales en el golfo de Urabá. [Tesis de Maestría]. [Medellín (Colombia)]: M. Sc. Biología, Universidad de Antioquia.
- Gaines, M. S., Caldwell, J., & Vivas, A. M. (1974). Genetic variation in the mangrove periwinkle *Littorina angulifera*. *Marine Biology*, 27, 327-332.
- Gutierrez, P. C. (1988). The ecology and behavior of the mangrove periwinkle, *Littorina angulifera*. *Biotropica*, 20(4), 352-356.
- Hochachka, P. W., & Somero, G. N. (2002). Temperature relationships: basic questions, definitions, and modes of analysis. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution* (pp. 290). Oxford university press.
- Hooijer, A., & Vernimmen, R. (2021). Global LiDAR land elevation data reveal greatest sea-level rise vulnerability in the tropics. *Nature communications*, 12(1), 1-7.
- Lin, R., Yu, S., & Hong, B. (2022). Socioeconomic Patterns for Global Mangrove Cover Changes with Multi-Database Analyses. *Wetlands*, 42(2), 1-12.
- McDonnell, M. J., & Hahs, A. K. (2015). Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46, 261-280.
- McGranahan, G., D. Balk, and B. Anderson, 2007: The rising tide: assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environment and Urbanization*, 19, 17-37.
- Melo, C.G.B., Maia, R.C. and Rocha-Barreira, C.A. (2012). Shell morphology variation and population density of *Littoraria angulifera* (Mollusca: Gastropoda) in mangrove forests of Ceará State, Brazil. *Arquivo de Ciências Marinhas*, vol. 45, no. 1, pp. 68- 76.
- Merkt, R.E. & A.M. Ellison. (1998). Geographic and habitat specific morphological variation of *Littoraria* (*Littorinopsis*) *angulifera* (Lamarck, 1822). *Malacología* 40: 279-295.
- Neumann, B., Vafeidis, A. T., Zimmermann, J., & Nicholls, R. J. (2015). Future coastal population growth and exposure to sea-level rise and coastal flooding-a global assessment. *PloS one*, 10(3), e0118571.
- Puccinelli, E., Noyon, M., & McQuaid, C. D. (2016). Does proximity to urban centres affect the dietary regime of marine benthic filter feeders? *Estuarine, Coastal and Shelf*

Science, 169, 147–157.

Ramos, J., Boto, M., Blanco-Libreros, J. F., & Riascos, J. M. (2021). The Mangrove Periwinkle *Littoraria angulifera* (Mollusca: Littorinidae) in the Urabá Gulf (Colombian Caribbean): Finding Ways in an Urbanizing Coast?. *Frontiers in Marine Science*, 1338.

Reid, D. G., & Mak, Y. M. (1999). Indirect evidence for ecophenotypic plasticity in radular dentition of *Littoraria* species (Gastropoda: Littorinidae). *Journal of Molluscan Studies*, 65(3), 355-370.

Reid, D. G., Dyal, P., & Williams, S. T. (2010). Global diversification of mangrove fauna: a molecular phylogeny of *Littoraria* (Gastropoda: Littorinidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(1), 185-201.

Reyes, M. L. (2012). La configuración espacial de Urabá en cinco décadas. *Ciencia política*, 7(13), 5.

Riascos, J. M., & Guzman, P. A. (2010). The ecological significance of growth rate, sexual dimorphism and size at maturity of *Littoraria zebra* and *L. variegata* (Gastropoda: Littorinidae). *Journal of Molluscan Studies*, 76(3), 289-295.

Serna, Y., Correa-Metrio, A., Kenney, W. F., Curtis, J. H., Velez, M. I., Brenner, M., ... & Escobar, J. (2020). Post-colonial pollution of the Bay of Cartagena, Colombia. *Journal of Paleolimnology*, 63(1), 21-35.

Seto, K. C., Güneralp, B., & Hutyra, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16083-16088.

Simonds, R. A. E. (2016). Las comunidades de paz de Urabá desde la enseñanza de la historia reciente. *Revista Colombiana de educación*, (71), 321-342.

Suárez, J. A., Urrego, L. E., Osorio, A., & Ruiz, H. Y. (2015). Oceanic and climatic drivers of mangrove changes in the Gulf of Urabá, Colombian Caribbean. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5), 972-985.

Pruett, L., & J. Cimino. "Global Maritime Boundaries Database (GMBD)." Fairfax, Virginia (2000).

Szulkin, M., Garroway, C.J., Corsini, M., Kotarba, A.Z. and Dominoni, D., How to Quantify Urbanization When Testing for Urban Evolution? In: *Urban Evolutionary Biology*. Edited by Marta Szulkin, Jason Munshi-South and Anne Charmantier, Oxford University Press (2020). © Oxford University Press

- Vilardy, S. P., González, J. A., Martín-López, B., & Montes, C. (2011). Relationships between hydrological regime and ecosystem services supply in a Caribbean coastal wetland: a social-ecological approach. *Hydrological Sciences Journal*, 56(8), 1423-1435.
- Villate Daza, D. A., Sánchez Moreno, H., Portz, L., Portantiolo Manzolli, R., Bolívar- Anillo, H. J., & Anfuso, G. (2020). Mangrove forests evolution and threats in the Caribbean Sea of Colombia. *Water*, 12(4), 1113.
- Zeidan, G. C., Freitas, L. A., Santos, G. B. M., Silva-Neto, E. M., & Boehs, G. (2019). Morphometric analysis of *Littoraria angulifera* (Caenogastropoda) in estuarine regions of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 80, 424-430.